| Revue suisse Zool. | Tome 89 | Fasc. 4 | p. 903-917 | Genève, décembre 1982 |
|---|---|---|---|---|

# Untersuchungen zu Voltinismus und Flügelpolymorphismus beim Wasserläufer *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae)

von

**R. HAUSER** *

Mit 2 Tabellen und 4 Abbildungen

Abstract

**Observations on wing-polymorphism and voltinism of the pond-skater** Gerris lacustris. — Out of two local populations of the wing-polymorphic species *Gerris lacustris* in the region between Berne and Thun (CH) samples of nymphs of the last (5th) instar were taken in weekly intervals from end of June/beginning of July till end of September. They were kept in basins in the open in order to study certain features of the emerging adults: Voltinism, diapause behaviour and above all, seasonal variations in the proportions of short-winged: long-winged individuals among the newly moulted adults. The following results were obtained:

1) Depending on the weather (both generally and locally) in the early summer, our populations were from practically monovoltine to distinctly bivoltine. Mature reproductive individuals were almost exclusively found among adults emerged before July 15th. They were nearly always short-winged, even in an essentially long-winged population. The reproductive females showed a light colouring of the thoracic sternites, as observed before by Andersen.

2) After July 10th non-reproductive adults emerge with ever increasing frequency. They go ashore after 4—5 weeks for diapause. Before that, a characteristic layer of a granulated appearance has developped on their whole body surface. It is probably a product of dermal secretion. This is an original finding and calls for further investigation.

* Zoologisches Institut der Universität, Baltzerstrasse 3, CH-3012 Bern, Schweiz.

Vortrag gehalten an der Jahresversammlung der SZG in Neuchâtel, 12.—13. März 1982.

3) In the early autumn the frequency of short-winged adults among the newly moulted in the basins increases quickly and continually. This most certainly happens in the natural populations, too. Together with the gradual emigration of the older adults this accounts for the increasing short-wing frequency in the late autumn.

Our results complete and extend those of ANDERSEN (1973) and other, mainly North European authors.

## EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

*Gerris lacustris*, die in Europa häufigste und verbreitetste Wasserläuferart, zeichnet sich durch permanenten Flügelpolymorphismus aus. In wahrscheinlich allen Populationen und in beiden Geschlechtern kommen während der ganzen Aktivitätsperiode nebeneinander langflüglige, mindestens für eine gewisse Zeit flugtüchtige und kurzflüglige, flugunfähige Imagines vor (Abb. 4a,c,g). Obschon bei den Kurzflüglern (SW für short wing) die effektive Flügellänge stark variiert, gibt es kaum Übergangsformen zwischen ihnen und den Langflüglern (LW für long wing), und die Zuordnung der einzelnen Individuen zu einer der beiden Kategorien (Morphen) lässt sich unzweideutig vornehmen. Der Flügelpolymorphismus ist bei Gerriden und andern semiaquatischen und aquatischen Hemipteren schon längst bekannt und wurde in unserem Jahrhundert von R. POISSON (1921, 1924) erstmals intensiver und mit kausalanalytischen Ansätzen untersucht. In jüngerer Zeit ist es vor allem VEPSÄLÄINEN (u.a. 1971, 1978), der die Hypothesenbildung um die Determination der Flügellänge bei Gerriden und die ökologische Bedeutung des Pterygopolymorphismus neu belebt. Es ist in der vorliegenden Arbeit jedoch (noch) nicht beabsichtigt, in die Diskussion um solche Fragen einzugreifen. Wir möchten vielmehr zur genauen Erfassung und Charakterisierung des Phänomens an sich beitragen und untersuchen, wieweit die an andern, vorwiegend nordeuropäischen Populationen erhobenen Befunde (u.a. ANDERSEN, 1973, VEPSÄLÄINEN 1974, VEPSÄLÄINEN & KRAJEWSKI 1974) auch für unser Land bestätigt und eventuell ergänzt und präzisiert werden können.

Unsere speziellen Problemstellungen ergeben sich aus den in Abb. 1 dargestellten Sachverhalten:

1) Populationen können sich in ihrem Flügelmorphenverhältnis stark unterscheiden. Dabei handelt es sich, wie aus mehrjährigen Untersuchungen an den Populationen „Uttigen“ (*Haldimann*, unpubl.) und „Zoologisches Institut“ (*Zimmermann* & *Hauser*, in Vorb.) hervorgeht, um über Jahre hinweg bestehen bleibende Unterschiede.

2) Innerhalb der gleichen Population ist das Flügelmorphenverhältnis im Jahresverlauf charakteristischen, sich prinzipiell alljährlich wiederholenden Schwankungen unterworfen. Zu Saisonbeginn ist der SW-Anteil hoch, fällt dann aber rasch auf einen nur wenig (ZI) oder eindeutig tiefern (U) Frühsommerwert ab. Dieses Niveau wird entweder bis gegen Ende August ohne signifikante Veränderungen beibehalten (Uttigen 1978 und 1979), oder es kann im Juli zu einem vorübergehenden, aber eindeutigen Anstieg der SW-Frequenz kommen (U 1977). Immer jedoch nimmt ab Anfang September der Anteil der SW in den Populationen rasch und kontinuierlich zu. Im Oktober entnommene Stichproben können u.U. vollständig aus SW-Tieren bestehen. Für jeden dieser Befunde finden wir entsprechende Beispiele in der Literatur (u.a. BRINKHURST 1959, ANDERSEN 1973, DARNHOFER-DEMAR 1973, VEPSÄLÄINEN 1974, VEPSÄLÄINEN & KRAJEWSKI 1974).

Für die Frequenzverschiebung im Frühjahr gibt es eine einfache Erklärung. Die SW haben, da sie nicht fliegen können und auf dem Lande „schlecht zu Fuss" sind, notwendigerweise in unmittelbarer Nähe ihres Geburtsgewässers überwintert, auf das sie sich nach dem Erwachen aus der Diapause sofort wieder begeben. Die LW dagegen verbringen die Diapause wohl meist in einiger Entfernung vom Wasser. Sie können ihren Diapauseort fliegend erst verlassen, wenn die Lufttemperatur es erlaubt (LANDIN &

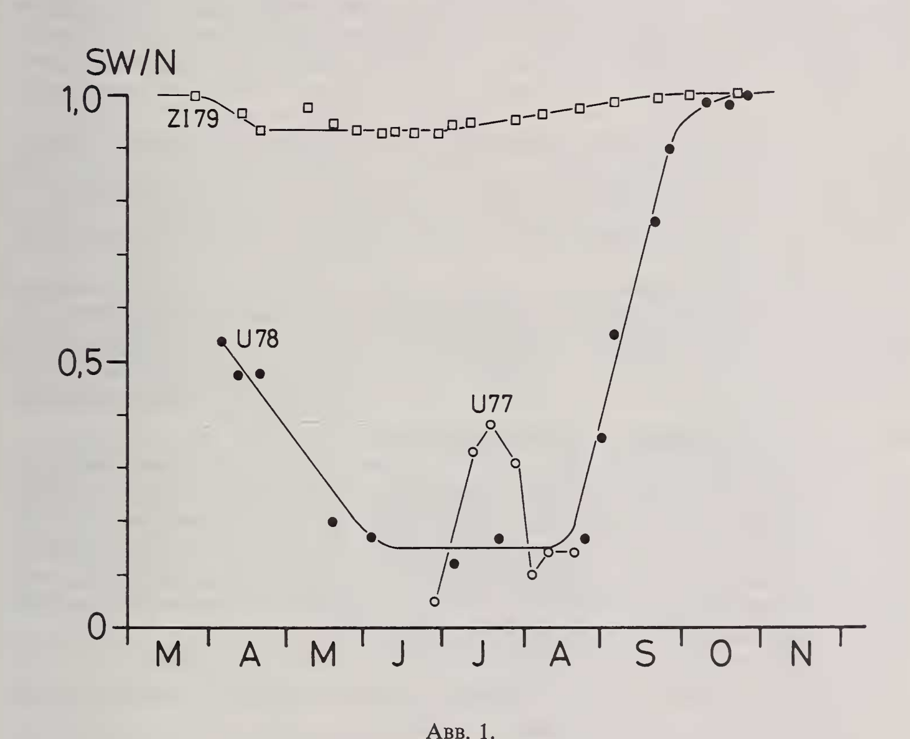



ABB. 1.

Die Kurzflüglerfrequenz (SW/N) im Jahreslauf in den beiden *Gerris lacustris* Populationen Zoologisches Institut Bern 1979 (ZI 79) und Auenwald bei Uttigen 1977 und 1978 (U 77, U 78).

VEPSÄLÄINEN 1977) und neigen zudem dazu, vor dem Aufsuchen des Gewässers, auf dem sie sich dann definitiv niederlassen und fortpflanzen, eine Zeitlang auf Tümpeln, Pfützen und ähnlichen meist temporären Wasseransammlungen herum zu vagabundieren. Sie erscheinen dadurch durchschnittlich später als die SW auf den eigentlichen Wohngewässern der Art, und je nachdem, wieviele den Weg auf ein solches finden, wird der SW-Anteil mehr oder weniger hinuntergedrückt.

Den SW-Zwischengipfel im Juli erklärt ANDERSEN (1973) mit dem Auftreten der ersten Imagines der neuen Generation (Sommergeneration). Diese waren, wenn sie vor der zweiten Juliwoche ihre Imaginalhäutung hinter sich gebracht hatten, in der von ihm untersuchten dänischen Population alle kurzflüglig und die Weibchen fielen zudem durch eine deutlich hellere Pigmentierung der Thoraxsternite auf (vgl. Abb. 4b und d). Im Gegensatz zu den später entstehenden Imagines waren diese Individuen zu unmittel-

barer (im folgenden als subitan bezeichneter) Fortpflanzung und damit zur Begründung einer zweiten Teilgeneration befähigt. Darnhofer-Demar (1973) fand in seiner niederösterreichischen Population weder einen SW-Zwischengipfel noch Anzeichen einer zweiten Generation. Im Aaretal unterhalb Thun (Uttigen) fanden wir im einen Jahr (1977) die von Andersen, in den beiden folgenden Jahren (1978, 1979) die von Darnhofer-Demar beschriebenen Verhältnisse. Dies lehrt uns, dass zu einer sinnvollen Interpretation von Morphenfrequenzkurven Informationen über die Phänologie (Lebenszyklus) und namentlich die Generationenfolge (Voltinismus) erforderlich sind. Nach übereinstimmender Auffassung sterben die Imagines der Elterngeneration im Laufe des Sommers allmählich ab, bis spätestens Mitte August auch die letzten zu dieser Generation gehörenden Tiere verschwunden sind. Die Imagines der Sommergeneration schlüpfen ab Ende Juni/Anfang Juli bis in den Spätherbst hinein. Es scheint einzig davon abzuhängen, wieviele vor einem bestimmten kritischen Datum die Imaginalhäutung schaffen, ob eine zweite (partielle) Generation entsteht und, wenn es eine gibt, wie gross sie ausfällt.

Der herbstliche SW-Anstieg wurde von allen erwähnten Autoren beobachtet aber unterschiedlich erklärt:

Brinkhurst (1959) glaubte, dass er ausschliesslich durch das vorzeitige Ausfliegen der LW zustande komme, die, da sie ja offensichtlich nicht auf andern Gewässern wieder auftauchen, bereits ab August ihre Diapauseorte aufsuchten. Die SW dagegen blieben bis Saisonende auf dem Wasser. Abnahme der Imaginalhäutungen gegen den Herbst zu und Abwanderung der LW nach relativ kurzem Aufenthalt führe schliesslich zu der nahezu alleinigen Anwesenheit von SW-Tieren auf dem Gewässer.

Andersen (1973) bestreitet das sukzessive Abwandern der LW nicht, konnte aber durch periodische Entnahme von Larven des letzten Stadiums (L5), die sich im Labor zu Imagines häuteten, nachweisen, dass die Frequenz der SW-Häutungen ab ca. Mitte August drastisch ansteigt und bereits gegen Ende September nur noch SW neu entstehen. Der in allen Populationen zu beobachtende herbstliche SW-Anstieg hätte somit zwei Ursachen: sukzessive Abwanderung der LW und progressive Zunahme des relativen Anteils von SW-Häutungen im Verlaufe des Herbstes.

Die konkreten Fragestellungen in dieser Arbeit sind nun die folgenden:

1) Lässt sich auch in den von uns untersuchten Populationen im Herbst ein Ansteigen der Frequenz von SW-Häutungen nachweisen ?

2) Finden wir unter den Tieren der 1. Sommergeneration solche, die zu subitaner Fortpflanzung und damit zur Bildung einer partiellen 2. Nachkommengeneration schreiten ? Sind diese Tiere äusserlich von nicht unmittelbar fortpflanzungsfähigen zu unterscheiden ?

3) Verlassen Tiere, die sich im Jahr ihrer Imaginalhäutung nicht mehr fortpflanzen und diapausepflichtig sind, die Wasseroberfläche vorzeitig, d.h. bevor ungünstige Umweltbedingungen dies erfordern ?

Das Vorgehen war ähnlich demjenigen von Andersen (1973), indem Larven des letzten (fünften) Stadiums (L5) den Testpopulationen periodisch entnommen und ihre Weiterentwicklung und ihr Verhalten bis zum Diapauseeintritt systematisch und konsequent studiert wurden.

## MATERIAL UND METHODEN

1) **Tiermaterial:** Den beiden Testgewässern, einem schattigen Grundwassertümpel im Auenwald von Uttigen (bei Thun) und der gut besonnten Teichanlage im Garten des Zoologischen Instituts der Universität Bern, entnahmen wir vom 2.7., dem Zeitpunkt

ihres ersten Auftretens, bis zum 24.9.1981 in wöchentlichen Zeitabständen Stichproben von Larven des letzten Stadiums (N = 30 bis 40). Da bei L5 das Geschlecht bereits erkennbar ist, sorgten wir für ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis. Die Tiere wurden in separaten Kunststoffbecken (40 × 30 cm), die mit einem Gazedeckel versehen waren, an regengeschützter Stelle im Institutsgarten, also weitgehend unter Freilandbedingungen, gehalten. In jedes Becken gaben wir einen Backstein, der den Tieren das Anlandgehen erlaubte und in dessen Löcher sie sich später zum Diapausieren zurückziehen konnten. Als Futter erhielten sie täglich reichlich tiefgefrorene Schmeissfliegen aus eigener Zucht. Das Wasser in den Becken wurde nach Bedarf ergänzt bzw. gewechselt.

2) **Kennzeichnung der Tiere und Protokoll:** Die Imaginalhäutungen wurden täglich registriert. Einen Tag nach der Häutung erhielten die Imagines eine individuelle Nummer (Punktecode/Seidenfarbe) auf das Pronotum aufgemalt (Abb. 4c, e). Dazu mussten sie kurz mit $CO_2$ narkotisiert werden. Bei dieser Gelegenheit wurden auch das Geschlecht und die Flügellänge bestimmt. Die individuelle Kennzeichnung erlaubte es, für jedes der über 800 Tiere ein eigenes Protokoll zu führen, in dem ausser den erwähnten Daten auch Angaben über Pigmentierung, Fortpflanzungsaktivitäten, Zeitpunkt des Verlassens der Wasseroberfläche und damit in Zusammenhang stehende Beobachtungen, Verletzungen und Absterben eingetragen wurden. Dieses Protokoll liegt den hier dargestellten quantitativen Befunden zugrunde.

3) **Verarbeitung bzw. Weiterverwendung des Materials:** Die Imagines aus den beiden Stichprobenpaaren vom 2.7. und vom 9.7. wurden am 16./17.8. getötet und in 70% Alkohol aufbewahrt. Die gleiche Konservierung wurde für alle im Verlaufe des Zuchtversuchs gestorbenen Tiere angewendet. Alle konservierten Tiere untersuchten wir in der Folge aufgrund einer Sektion auf die Entwicklung der Gonaden hin, woraus wir auf Vorhandensein oder Fehlen der Fähigkeit zu unmittelbarer (subitaner) Fortpflanzung schlossen. Die übrigen Imagines, die sich als fast ausnahmnslos diapausepflichtig herausstellten, wurden bis zum 20.10. im Freien weitergehalten, was erlaubte, ihr Diapauseverhalten zu studieren. Bis zum genannten Datum hatten sich mit Ausnahme derjenigen in den zuletzt angesetzten Becken praktisch alle Tiere definitiv zur Diapause in die Ziegelsteine zurückgezogen. Sie wurden nun nach Becken gesondert in kleine, gedeckte Tongefässe (Blumentöpfe), die durch Einstellen in Wasser ständig feucht gehalten werden konnten, überführt und im Kühlraum bei 5° C in Diapause gehalten. Periodische Kontrollen zeigten, dass diese Aufbewahrungsart zur Überwinterung der diapausepflichtigen Tiere geeignet ist. Im Augenblick, da dies geschrieben wird (Anfang März 1982), befinden sie sich noch in den Töpfen und warten auf die Weiterverwendung.

4) **Ergänzende Untersuchungen:**

*a)* Eine mit der oben dargestellten nahezu identische Untersuchung wurde an der Population des Zoologischen Instituts schon im Jahre 1978 durchgeführt. Von dieser liegt das ganze Tiermaterial alkoholkonserviert vor. Der Hauptunterschied zur rezenteren Untersuchung besteht darin, dass 1978 bereits am 21.6. die erste L5-Stichprobe gesammelt werden konnte. Es wurden bis Ende August in wöchentlichen Zeitabständen Stichproben (N = 20) entnommen. Dieses Material wird für die Beurteilung des Voltinismus und der Korrelation zwischen subitaner Fortpflanzungsfähigkeit und heller Pigmentierung der Thoraxunterseite bei Weibchen verwendet.

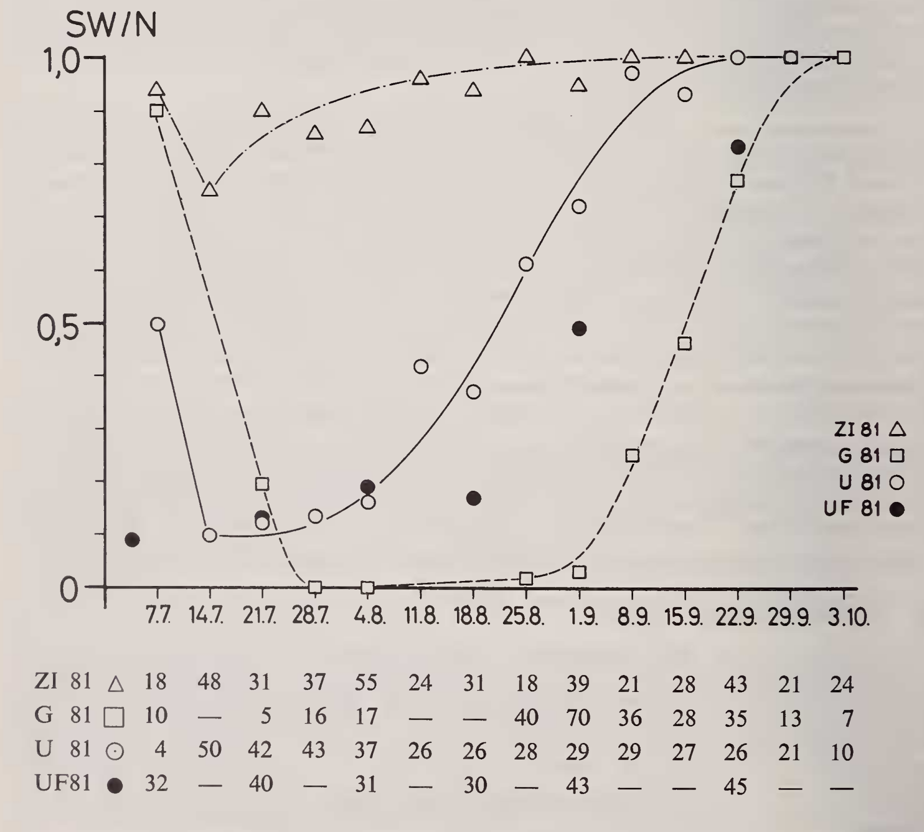
*b)* Auf einem einige $m^2$ grossen Goldfischbecken im Garten des benachbarten Geologischen Instituts, auf dem wir 1980 sämtliche Gerriden abgesammelt hatten, beo-

bachteten wir 1981 die Wiederbesiedlung durch einfliegende Tiere, die natürlich alle LW sein mussten. Die „Gründerpopulation“ bestand ausser aus einigen *Gerris gibbifer* lediglich aus zwei Pärchen von *G. lacustris*. Diese erzeugten immerhin 50 direkte Nachkommen-Imagines und die fünf Subitanweibchen unter diesen noch einmal deren 230. Die tägliche Kontrolle des „Geologen-Teiches“ und die fortlaufende Numerierung und Protokollierung frisch geschlüpfter Imagines macht die Befunde den aus den Beckenzuchten gewonnenen gleichwertig. Sie sind vor allem bei der Beurteilung der Korrelation zwischen Flügellänge und Bereitschaft zu subitaner Fortpflanzung wichtig.

## RESULTATE

### 1. Progressive Zunahme der SW-Häutungen im Verlaufe des Herbstes

Für die beiden L5-Zuchtserien Zoologisches Institut 1981 (ZI 81) und Uttigen (U 81) wurde wochenweise der SW-Anteil der neuentstandenen Imagines (SW/N) berechnet. Das gleiche geschah für den Geologenteich (G 81). Die ermittelten SW-Fre-




| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ZI 81 △ | 18 | 48 | 31 | 37 | 55 | 24 | 31 | 18 | 39 | 21 | 28 | 43 | 21 | 24 |
| G 81 □ | 10 | — | 5 | 16 | 17 | — | — | 40 | 70 | 36 | 28 | 35 | 13 | 7 |
| U 81 ⊙ | 4 | 50 | 42 | 43 | 37 | 26 | 26 | 28 | 29 | 29 | 27 | 26 | 21 | 10 |
| UF81 ● | 32 | — | 40 | — | 31 | — | 30 | — | 43 | — | — | 45 | — | — |

Abb. 2.

Die wöchentlichen SW-Frequenzen bei frisch gehäuteten Imagines der Sommergeneration aus den L5-Beckenzuchten ZI 81 und U 81 und dem „Geologenteich“ (G 81). Zum Vergleich: SW-Frequenzen in der Population Uttigen 1981 (UF 81).

quenzen sind in Abb. 2 graphisch dargestellt, wobei durch die zusammengehörenden Punkte eine von Auge eingezeichnete Kurve gelegt wurde. Das gleiche Graphikum enthält auch Ergebnisse von SW-Frequenzbestimmungen, die in zwei- bis dreiwöchigen Abständen an der Freilandpopulation Uttigen selber durchgeführt wurden (UF 81). Ein Vergleich der Ergebnisse lässt die folgenden Aussagen zu:

*a)* Die drei Kurven ZI 81, U 81 und G 81 sind eindeutig voneinander verschieden. Sie reflektieren zuerst für einen gewissen Zeitabschnitt die Morphenzusammensetzung der Elternpopulation, indem sie sich auf dem für diese typischen Niveau halten. Für U 81 ist dieser Zusammenhang direkt aus Abb. 2 ersichtlich: der UF-Wert vor dem 7.7. stammt ausschliesslich von Individuen der Elterngeneration.

*b)* Der in allen 3 Serien höhere SW-Anteil am 7.7. ist gegenüber dem folgenden Wert nicht signifikant verschieden (zu kleine N). Trotzdem darf man bei demjenigen von G 81 sagen, er repräsentiere den „Juli-SW-Zwischengipfel". Bei diesen Kurzflüglern, von denen 9 von 10 am 2. und 3.7. registriert worden waren, handelte es sich nämlich ausschliesslich um Subitantiere.

*c)* Wie gross oder wie klein der LW-Anteil während der stabilen Phase auch gewesen sein mag, er nimmt von einem bestimmten Zeitpunkt an ganz plötzlich, rasch und kontinuierlich ab. Schliesslich gibt es praktisch nur noch SW-Häutungen. Bei U 81 setzt dieser Umschwung bereits anfangs August ein, bei G 81 einen vollen Monat später. Auch in der ausgesprochenen „SW-Population" ZI 81, in der im Juli und August einige LW entstanden, hört deren Produktion ab etwa Anfang September auf.

*d)* Vergleicht man die SW-Frequenzen der Imagines auf dem Testgewässer selber (UF 81) mit denjenigen, die in den Beckenzuchten während den entsprechenden Wochen ermittelt wurden (U 81), stellt man im Freiland eine ca. zweiwöchige Verzögerung in der Zunahme der Kurzflügler fest. Dies ist nicht erstaunlich, da ja in der Freilandpopulation Imagines verschiedenen Alters sind, also auch solche aus den Perioden der hohen LW-Frequenzen. Die Tatsache aber, dass der SW-Anteil schliesslich bis 100% ansteigen kann, lässt sich nur durch sukzessive Abwanderung der früher geschlüpften Imagines erklären, wobei die Auswanderer nicht ausschliesslich die Langflügler zu sein brauchen.

## 2. Subitane Fortpflanzungsbereitschaft von Imagines der Sommergeneration

In diese Untersuchung wurden die drei L5-Zuchtserien (Becken ZI 78, ZI 81 und U 81) und der Geologenteich (G 81) einbezogen.

### a) *Beobachtung von Kopulationen und des Auftretens von Junglarven*

Beim Vergleich der in Tab. 1 zusammengestellten Resultate fällt auf, dass 1978 die Fortpflanzungsaktivitäten in den Becken ungleich viel grösser waren als 1981. Dabei ist zu beachten, dass 1978 die L5 auf den Institutsteichen um gut zwei Wochen früher erschienen waren als 1981 und mit den Beckenzuchten entsprechend früher begonnen werden konnte. Daher erhielten wir in jenem Jahr die ersten Imagines auch schon Ende Juni/Anfang Juli statt wie 1981 erst ab 6. Juli. Kopulationen und Junglarven wurden in den vier ersten, zwischen dem 21.6. und dem 10.7. angesetzten ZI 78-Becken beobachtet. Demgegenüber gab es nur im ersten der ZI 81-Becken Kopulationen und Nachkommen und bei den U 81-Becken blieb beides aus. Immerhin fanden wir an den Ziegelsteinen des zweiten und des dritten ZI 81-Beckens und der drei ersten U 81-Becken sich nicht entwickelnde Eier angeklebt, was auf ablagereife, aber unbegattete Weibchen schliessen liess.

TABELLE 1.

*Fortpflanzungsaktivität in den L5-Beckenzuchten 1978 und 1981. (In allen hier nicht aufgeführten, später angesetzten Becken wurden weder Kopulationen noch Junglarven beobachtet.)*

| L5-Zuchtserie | Becken angesetzt | Erste Imaginalhäutung | Erste Kopulation beob. | Erste L1 beobachtet |
|---|---|---|---|---|
| ZI 78 | 21.6.78 | 28.6. | 5.7. | 21.7. |
| | 28.6. | 3.7. | 10.7. | 28.7. |
| | 4.7. | 6.7. | 24.7.* | 30.7. |
| | 10.7. | 12.7. | 21.7.* | 31.7. |
| | 17.7. | 19.7. | — | — |
| ZI 81 | 2.7.81 | 6.7. | 15.7. | 27.7. |
| | 9.7. | 12.7. | — | — |
| | 16.7. | 20.7. | — | — |
| U 81 | 2.7.81 | 9.7. | — | — |
| | 9.7. | 13.7. | — | — |

* = früher erfolgte Kopulationen wurden mit Bestimmtheit übersehen.

Im Geologenteich schlüpften bis zum 3.7.81 zehn Imagines (4 SW-Weibchen, 5 SW-Männchen und 1 LW-Männchen). Weitere neue Imagines traten erst wieder ab dem 17.7. auf. Unter den von da an bis zum Monatsende geschlüpften Tieren waren 1 SW-Weibchen, 6 LW-Weibchen und 14 LW-Männchen. Anfangs August gab es noch 17 weitere Imaginalhäutungen, alle LW. Alle Tiere wurden vorübergehend in Becken gehalten und auf Kopulationsaktivität und Entwicklung der Pigmentierung der Thoraxsternite hin beobachtet. Nur die 10 SW-Tiere wurden in Kopulation angetroffen, diese aber ohne Ausnahme und mehrmals Als einzige behielten die SW-Weibchen eine helle Thoraxunterseite. Sie legten in der Folge befruchtete Eier, aus denen zahlreiche Larven schlüpften.

b) *Analyse der Gonadenreife aufgrund von Sektionen*

In Tabelle 2 sind die Sektionsbefunde von allen bis zum 31.7. entstandenen entweder absichtlich getöteten oder abgestorbenen Individuen zusammengestellt. Letztere wurden nur berücksichtigt, wenn der akzidentelle Tod nicht vor 10 Tagen nach der Imaginalhäutung eingetreten war. Sowohl bei den Weibchen wie bei den Männchen ergab die Sektion ganz eindeutige Befunde. Die Weibchen besassen entweder mehrere bis viele grosse Eier von Ablagegrösse (ca. 1 mm lang) oder dann lediglich lange fädige Ovarialschläuche mit kleinen, unreifen Oocyten (Abb. 3a, b). Bei allen Männchen waren die 2 paarigen Hoden von gleicher Länge (ca. 2 mm lang), aber es gab klare Unterschiede in der Differenzierung der Ausführgänge. Diese waren entweder sehr gross und besassen gleichzeitig stark hervortretende Samenblasen oder aber rudimentär mit kaum abgesetzten Samenblasen (Abb. 3c, d).

TABELLE 2.

*Die Anteile von subitan fortpflanzungsfähigen (+) und diapausepflichtigen (−) Imagines der Sommergeneration*

| | Zeitraum der Imaginal-Häutungen | ZI 81 | | | 81 | | | U 81 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | N | + | — | N | + | — | N | + | — |
| ♀ | 28.6.-10.7. | 28 | 28 | 0 | 4 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 11.7.-31.7. | 35 | 7 | 28 | 52 | 11 | 41 | 55 | 5 | 50 |
| | Σ ♀♀ | 63 | 35 | 28 | 56 | 15 | 41 | 55 | 5 | 50 |
| ♂ | 28.6.-10.7. | 12 | 12 | 0 | 8 | 2 | 6 | 1 | 0 | 1 |
| | 11.7.-31.7. | 32 | 3 | 29 | 54 | 0 | 54 | 50 | 0 | 50 |
| | Σ ♂♂ | 44 | 15 | 29 | 62 | 2 | 60 | 51 | 0 | 51 |

| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ♀ | 63 | 0.56 | 0.44 | 56 | 0.27 | 0.73 | 55 | 0.09 | 0.91 |
| ♂ | 44 | 0.34 | 0.66 | 62 | 0.03 | 0.97 | 51 | 0.00 | 1.00 |

+ : mit reifen Eiern (Länge ca. 1 mm) Abb. 3b
mit differenzierten Geschlechtsgängen. Abb. 3d

—: mit Ovarialschläuchen mit unreifen Oocyten. Abb. 3a
mit rudimentären Geschlechtsgängen. Abb. 3c

Nach dem 31.7. entstanden ausschliesslich diapausepflichtige Tiere.

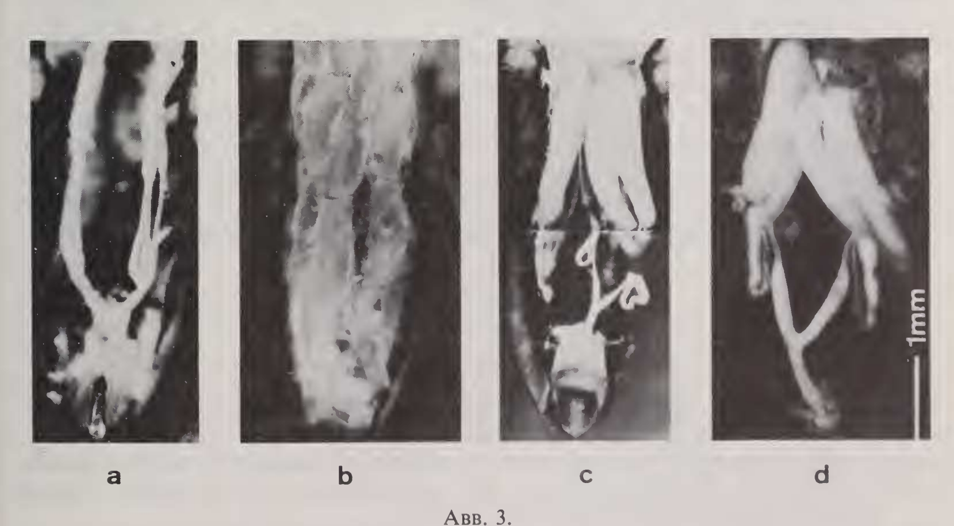



ABB. 3.

Entwicklungszustand der Gonaden
a: nichtreproduktives, unreifes Weibchen
b: subitan fortpflanzungsfähiges Weibchen mit reifen Eiern
c: Männchen mit rudimentären Ausführgängen
d: geschlechtsreifes Männchen mit differenzierten Ausführgängen

Alle Männchen, die wir in Kopula gefunden hatten, besassen entwickelte Ausführgänge. Reife Eier bei den Weibchen und entwickelte Ausführgänge bei den Männchen nahmen wir als Indiz für subitane Fortpflanzungsbereitschaft.

Aus Tabelle 2 geht hervor, dass sämtliche vor dem 10.7. entstandenen Weibchen reife Eier trugen und somit unmittelbar fortpflanzungsfähig waren. Nach dem 10.7. erschienen zwar auch noch einige Subitanweibchen, aber vor allem und in zunehmender Frequenz nun diapausepflichtige Tiere. Das letzte fortpflanzungsfähige Weibchen war 1978 am 28.7. und 1981 am 29.7. festgestellt worden. Nach Ende Juli wurde unter den neuen Imagines nie mehr ein fortpflanzungsfähiges Tier, weder Weibchen noch Männchen, gefunden. Die Frequenz reifer Männchen ist deutlich kleiner als die reifer Weibchen. Es entstehen schon vor dem 10.7. diapausepflichtige und nach diesem Datum praktisch keine fortpflanzungsfähigen Tiere mehr. Der Umstand, dass in den Beckenzuchten 1981 nur im ersten ZI-Becken Nachkommen gebildet wurden und in den zwei weiteren ZI- und den drei ersten U-Becken trotz Anwesenheit von je 1-3 Subitanweibchen nicht, ist einzig auf das Fehlen begattungsbereiter Männchen zurückzuführen.

c) *Korrelation von subitaner Fortpflanzungsbereitschaft mit Kurzflügligkeit*

Die ZI-Population, in der die Kurzflügligkeit während des ganzen Jahres über 90% bleibt, ist zur Beurteilung des Bestehens einer solchen Korrelation wenig geeignet, die G 81-Population dagegen ist es in hohem Masse. Alle Tiere waren Nachkommen von 2 LW-Elternpaaren und hielten mit Ausnahme der erwähnten 10 frühen SW-Imagines bis spät in den Herbst hinein an der Langflügligkeit fest. Sämtliche SW aber kein einziges LW-Tier waren subitan. Die Beziehung Kurzflügligkeit — unmittelbare Fortpflanzungsfähigkeit ist eindeutig und absolut. Unter den 5 Weibchen aus U 81, bei denen reife Eier gefunden wurden, und die alle nach dem 10.7. entstanden waren, befanden sich 3 LW. Die Korrelation scheint zu bestehen, aber nur bei den früh geschlüpften Imagines eine absolute zu sein.

d) *Korrelation von subitaner Fortpflanzungsbereitschaft mit heller Pigmentierung der Thoraxsternite bei Weibchen*

Sämtliche Subitanweibchen aller Serien inklusive der 3 LW besassen das Merkmal „unvollständig pigmentierte Thoraxunterseite" (Abb. 4d).

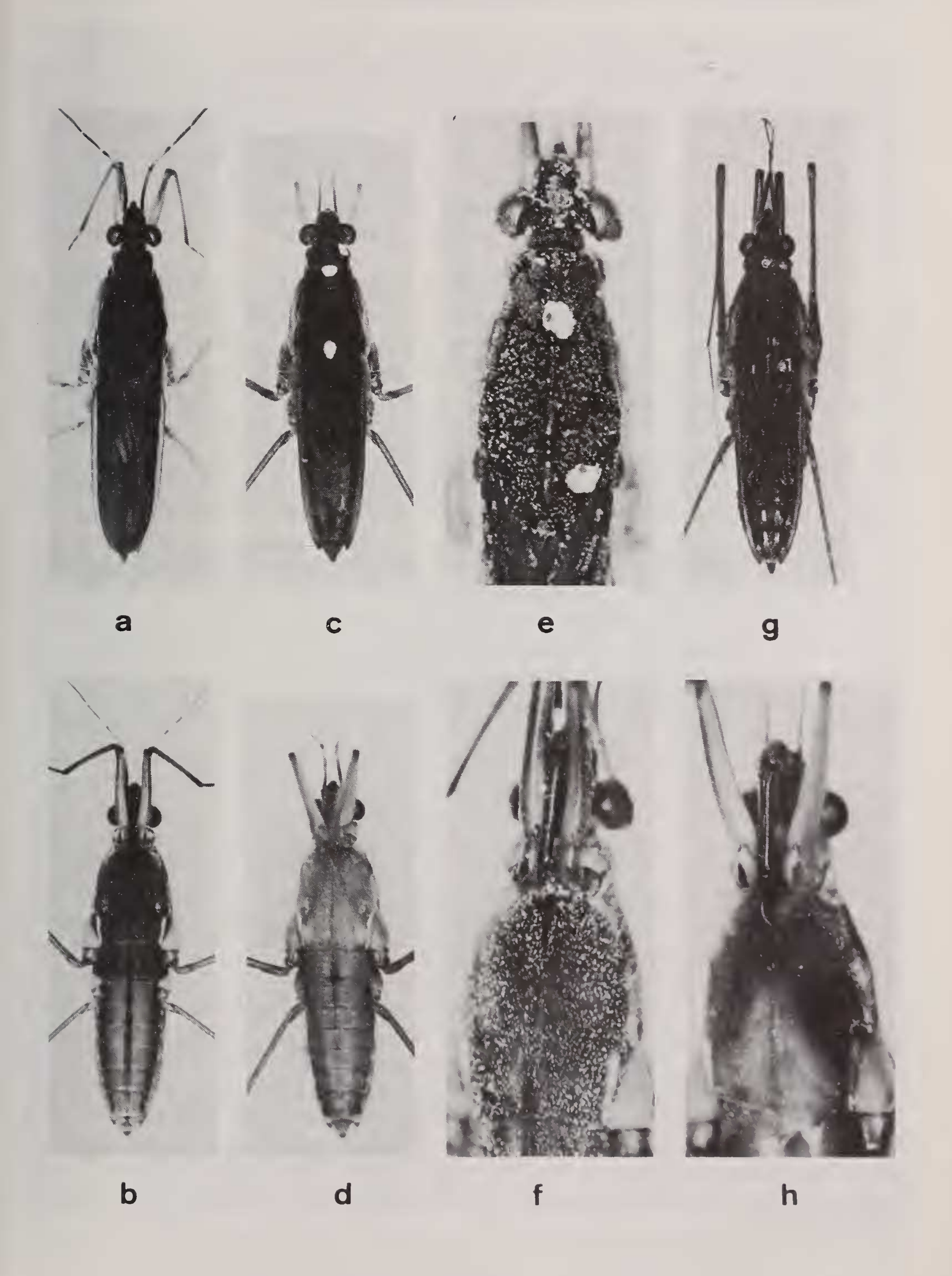
In ZI 78 wurden Ende Juni indessen vereinzelt auch unvollkommen pigmentierte Weibchen gefunden, die sich nicht fortpflanzten und in Diapause gingen (Abb. 4h). Doch das sind seltene Ausnahmen, und das Merkmal Hellbrüstigkeit ist ein gutes Indiz für das Erkennen reifer Weibchen der Sommergeneration. Leider ist es für Männchen nicht anwendbar, da diese immer über die ganze Ventralseite dunkel gefärbt sind.

---

Abb. 4.

Dorsal- und Ventralansichten von Individuen von *G. lacustris* aus verschiedenen Phasen des Populationszyklus

a, b: normales, diapausepflichtiges LW-Weibchen mit dunkler Pigmentierung der Thoraxsternite
c, d: kurzflügliges, reproduktives Weibchen der Sommergeneration mit aufgehellter Färbung der Thoraxsternite (Weibchen Nr. 71 aus ZI 78)
e, f: Diapausebelag bei Tier Nr. 25 aus U 81/6. Imaginalhäutung 16.8.81 Photo: 5.3.82
g: Weibchen Nr. 16 aus U 81/6 in typischer Diapausestellung
h: nichtreproduktives Weibchen (Nr. 104 aus ZI 78) vom 12.7.78 mit unvollständiger Thoraxpigmentierung und Diapausezeichen


a
c
e
g
b
d
f
h

### 3. Diapauseeintritt und Anzeichen für Diapausepflichtigkeit

Anfangs der zweiten Woche nach derjenigen, während der in einem Becken die letzte Imaginalhäutung erfolgt war und von da an wöchentlich, wurde am Montag oder Dienstag registriert, welche Tiere sich auf dem freien Wasser befanden. Aus den erstellten Protokollen konnte der Rückgang der aktiven Population bzw. das Verschwinden von Tieren in die Löcher des Backsteins ermittel werden. Individuen, die, wenn sie einmal verschwunden waren, bis zum 20.10. nie mehr in Erscheinung traten, aber zu diesem Zeitpunkt noch lebten, wurden als sich in Diapause befindend betrachtet. Die Protokolle sind zwar noch nicht vollständig analysiert, aber verbindliche Aussagen sind trotzdem schon möglich.

Zwei bis drei Wochen nach der Imaginalhäutung findet man jeweils noch ca. 50 bis 75% der Tiere auf dem Wasser. In der kommenden Woche sind es in der Regel deutlich weniger, doch tauchen unter diesen auch wieder Individuen auf, die in der Vorwoche gefehlt haben. In der fünften Woche nach Imaginalhäutung sind es bereits weniger als 25%, die noch aktiv sind, und in der Woche darauf haben sich praktisch alle in den Stein zurückgezogen. Diese Rückzüge erweisen sich in der Folge als definitiv. Wer aber hatnäckig auf dem Wasser zurückbleibt, sind neben ein paar Nachzüglern unter den Diapausepflichtigen immer die Subitantiere. Diese gehen nie in Diapause, sondern sterben vor Wintereintritt nach einer Lebensdauer von einem bis zu drei Monaten ab.

Aus den Protokollen ergeben sich keinerlei Hinweise dafür, dass die LW das Wasser früher verlassen als die SW. Weil die Becken gedeckt waren, konnten die LW allerdings nicht wegfliegen und verkrochen sich ebenfalls im Ziegelstein. Diese Befunde bringen die eindeutige Bestätigung, dass die Imagines der Sommergeneration nach einem Aufenthalt von vier bis fünf Wochen unbeeinflusst von den gerade herrschenden klimatischen und nutritiven Bedingungen in Diapause gehen, und zwar sowohl LW wie SW. Diapausierende Tiere nehmen immer, auch im Freien, eine ganz charakteristische Haltung ein (Abb. 4g), die wir als Diapausestellung bezeichnen. Bei den wöchentlichen Kontrollen der Tiere unter der binokularen Lupe fiel uns auf, dass sich bei sämtlichen nichtsubitanen Imagines über die ganze Körperoberfläche hinweg und auch auf den Flügeladern allmählich ein feinkörniger Belag wie ein Hautausschlag entwickelte. Die ersten Anzeichen liessen sich schon ca. 10 Tage nach Imaginalhäutung erkennen, und vor dem Abgang in die Diapause waren die Tiere zum Teil völlig von dieser körnigen Substanz bedeckt (Abb. 4e-h). Der Belag bleibt während der ganzen Diapause erhalten und wird nach deren Beendigung durch aktives Putzen entfernt. Wir fanden ihn auch bei Freilandtieren und Vertretern anderer Gerrisarten (z.B. *G. costae* und *G. paludum*). Tiere mit subitaner Fortpflanzung zeigen die Erscheinung nie. Unseres Wissens wurde sie bis heute noch nie beschrieben, möglicherweise beobachtet, aber als Verschmutzung abgetan. Wir sind der Meinung, dass es sich um ein aus cuticulären Poren austretendes Sekret handelt, das möglicherweise im Hinblick auf die Diapause gebildet wird und sprechen daher von einem Diapausesekret, einem Diapausebelag oder auch von Diapausezeichen. Kein einziges der subitan sich fortpflanzenden Tiere entwickelte jemals einen Diapausebelag, wohl aber alle Weibchen mit unvollständig pigmentierter Thoraxunterseite, deren Eier nicht reiften und die sich dadurch als diapausepflichtig zu erkennen gaben (Abb. 4h).

## DISKUSSION

Der methodische Kunstgriff, die unmittelbaren Ursachen des in Freilandpopulationen zu beobachtenden herbstlichen Anstiegs der SW-Häufigkeit an periodisch entnommenen Stichproben von Larven des letzten Stadiums zu analysieren, wurde schon von ANDERSEN (1973) angewendet. Es liegt bei diesem Vorgehen die Annahme zugrunde, dass die Flügellänge bei den Individuen dieses Stadiums bereits festgelegt (determiniert) sei und sich daran durch die Laborhaltung während der kurzen Zeit bis zur Imaginalhäutung nichts mehr ändere. Die an den Stichproben in einem bestimmten Zeitintervall ermittelten Frequenzen von SW-Häutungen gäben die Verhältnisse in der Herkunftspopulation wieder. Wir haben die Strategie der L5-Weiterzuchten übernommen, ausgebaut und konsequent realisiert. Durch die Haltung der Tiere im Freien sind wir auch dem allfälligen Einwand begegnet, die Laborbedingungen könnten eventuell doch noch den Determinationszustand beeinflussen. Die Numerierung der Imagines und die Verlängerung des Beobachtungsintervalls bis zum Wintereintritt ermöglichten es, direkte und individuenspezifische Informationen und Daten zu Fortpflanzungsaktivität und Diapauseverhalten der Sommergeneration zu gewinnen.

Unsere Befunde decken sich zum Teil bis in die Details mit den von ANDERSEN gemachten Beobachtungen und bestätigen auch viele, der von ihm aufgrund von Indizien gezogenen Schlussfolgerungen. So finden wir z.B. hinsichtlich des Zeitpunktes, zu dem bei den neugehäuteten Imagines der Umschwung von subitanem Fortpflanzungsvermögen zu Diapausepflichtigkeit eintritt, volle Uebereinstimmung und können die Korrelation zwischen der auffällig helleren Pigmentierung der Thoraxunterseite und der Reproduktionsfähigkeit bei den frühen Weibchen der Sommergeneration durch direkte Beobachtung ihrer Fortpflanzungsaktivität untermauern. Die zeitliche Uebereinstimmung der Vorgänge in Wasserläuferpopulationen über 8 Breitengrade und 1000 km Entfernung hinweg wirft die Frage nach dem Synchronisator auf. Es liegt nahe, diesen mit VEPSÄLÄINEN (1978 u.a.) im am 21.6. eintretenden Wechsel von zunehmenden zu abnehmenden Taglängen zu sehen. Nach diesem Autor ist das vierte Larvenstadium das kritische. Larven die dieses Stadium vor dem Sommersolstitium durchlaufen, entwickeln sich zu unmittelbar fortpflanzungsbereiten Individuen, alle andern werden diapausepflichtig. Die Beobachtungen, dass die überwiegende Zahl von fortpflanzungsfähigen Imagines vor dem 10.7. entsteht und das 5. Larvenstadium (bei 20° C) ca. zwei Wochen dauert (Grossen, pers. Mitteilung) stützen diese Auffassung. Sie bringt auch eine plausible Erklärung für unsere Feststellung, dass am gleichen Standort die Gerridenpopulation im einen Jahr praktisch monovoltin in einem andern deutlich partiell bivoltin sein kann und dass im selben Jahr innerhalb eines verhältnismässig engen Gebiets im Ausprägungsgrad des Bivoltinismus zwischen Populationen verschiedener Standorte klare Unterschiede festgestellt werden können. So ist der Unterschied im Voltinismus zwischen der von DARNHOFER-DEMAR (1973) im Jahre 1964 untersuchten niederösterreichischen und der von ANDERSEN (1973) 1969 bearbeiteten ostdänischen Population von *Gerris lacustris* wahrscheinlich gar kein prinzipieller; der eine Autor kann einfach einen guten, der andere dagegen einen schlechten Jahrgang angetroffen haben. Im übrigen geht aus den von DARNHOFER-DEMAR vorgelegten Angaben über das zeitliche Auftreten der ersten Imagines und das Vorkommen jüngster Larvenstadien bis weit in den Oktober hinein hervor, dass einige reproduktive Tiere zwar vorhanden aber übersehen worden waren.

Die herbstliche Zunahme der SW-Häufigkeit in Freilandpopulationen ist auf eine Kombination synergistisch wirkender Vorgänge zurückzuführen: Zunahme der SW-Häutungsfrequenz und Abwanderung der Imagines der Sommergeneration nach einer

Aufenthaltsdauer von 4-5 Wochen. Die Annahme, dass nur die LW vorzeitig abwandern, ist für die Erklärung des Phänomens nicht notwendig und, wie unsere Beobachtungen gezeigt haben, auch nicht zutreffend.

Der von uns entdeckte und so benannte „Diapausebelag" verlangt natürlich nach weiteren Untersuchungen hinsichtlich seiner Genese, chemischen Zusammensetzung und vor allem funktionellen Bedeutung. Es ist naheliegend zu spekulieren, es könnte sich um eine Anpassung zum Überleben der Diapause an feucht-kalten Ueberwinterungsorten handeln, mit einer Wirkung als äusserer Gefrierschutz oder als Bakteriostatikum bzw. Fungizid.

## Zusammenfassung

Zwei Lokalpopulationen der flügelpolymorphen Wasserläuferart *Gerris lacustris* aus der Region Bern-Thun (CH) entnahmen wir von Ende Juni/Anfang Juli bis Ende September in wöchentlichen Intervallen Stichproben von Larven des letzten (5.) Stadiums. Diese züchteten wir in Becken im Freien weiter und studierten bei den aus ihnen hervorgegangenen Imagines Voltinismus, Diapauseverhalten und vor allem die jahreszeitlichen Veränderungen im Verhältnis von lang- und kurzflügligen Individuen unter den frisch gehäuteten Imagines. Wir kamen zu folgenden Ergebnissen:

1) Je nach lokalklimatischen Bedingungen und Grosswetterlage im Frühsommer sind unsere Populationen monovoltin bis partiell bivoltin. Sofort reproduktionsfähige Individuen findet man praktisch nur unter den bis Mitte Juli geschlüpften Imagines. Diese sind fast immer kurzflüglig, auch in sonst vorwiegend langflügligen Populationen. Die Weibchen fallen durch hellere Färbung der Thoraxsternite auf.

2) Nach dem 10.7. entstehen in rasch zunehmender Frequenz nichtfortpflanzungsfähige Tiere, die nach 4-5 Wochen an Land in Diapause gehen. Vorgängig bildet sich auf der ganzen Körperoberfläche ein charakteristischer, körniger Belag, der vermutlich sekretorischer Natur ist. Dieser Befund ist neu und bedarf weiterer Untersuchungen.

3) Im frühen Herbst nimmt in den Becken die Frequenz der Kurzflüglerhäutungen rasch und kontinuierlich zu. Dies führt zusammen mit der sukzessiven Abwanderung der älteren Imagines zu den in allen Freilandpopulationen beobachteten hohen Kurzflüglerfrequenzen im Spätherbst.

Unsere Befunde ergänzen und erweitern diejenigen von Andersen (1973) und anderen, vorwiegend nordeuropäischen Autoren, mit denen sie im übrigen in vielen Details übereinstimmen.

## LITERATUR

Andersen, N. M. 1973. Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem. Gerridae). *Ent. scand.* 4: 1-20.

Brinkhurst, R. O. 1959. Alary polymorphism in the Gerroidea. *J. Animal Ecol.* 28: 211-230.

Darnhofer-Demar, B. 1965. Zur Biologie des gemeinen Wasserläufers *Gerris lacustris. Diss. Wien.*

Landin, J. and K. Vepsaelaeinen, 1977. Spring dispersal flights of pondskaters *Gerris* ssp. *Oikos* 29: 156-160.

Poisson, R. 1921. Brachyptérisme et aptérisme dans le genre *Gerris. C. r. hébd. Séanc. Acad. Sci. Paris* 173: 947-950.

— 1924. Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. *Bull. biol. Fr. Belg.* 53: 51-306.

Vepsaelaeinen, K. 1971. The role of gradually changing daylength in the determination of wing-length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* population. *Ann. Acad. Sci. fenn.* 183: 1-25.

— 1974*a*. The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species. *Acta Zool. fenn.* 141: 1-73.

— 1978. Wing Dimorphism and Diapause in *Gerris*: Determination and Adaptive Significance. In: Evolution of Insect Migration and Diapause (H. Dingle ed.), *Springer New York, Heidelberg, Berlin*, pp. 218-253.

Vepsaelaeinen, K. and S. Krajewski. 1974. The life cycle and alary dimorphism of *Gerris lacustris* L. in Poland. *Notul. ent.* 54: 85-89.

---